

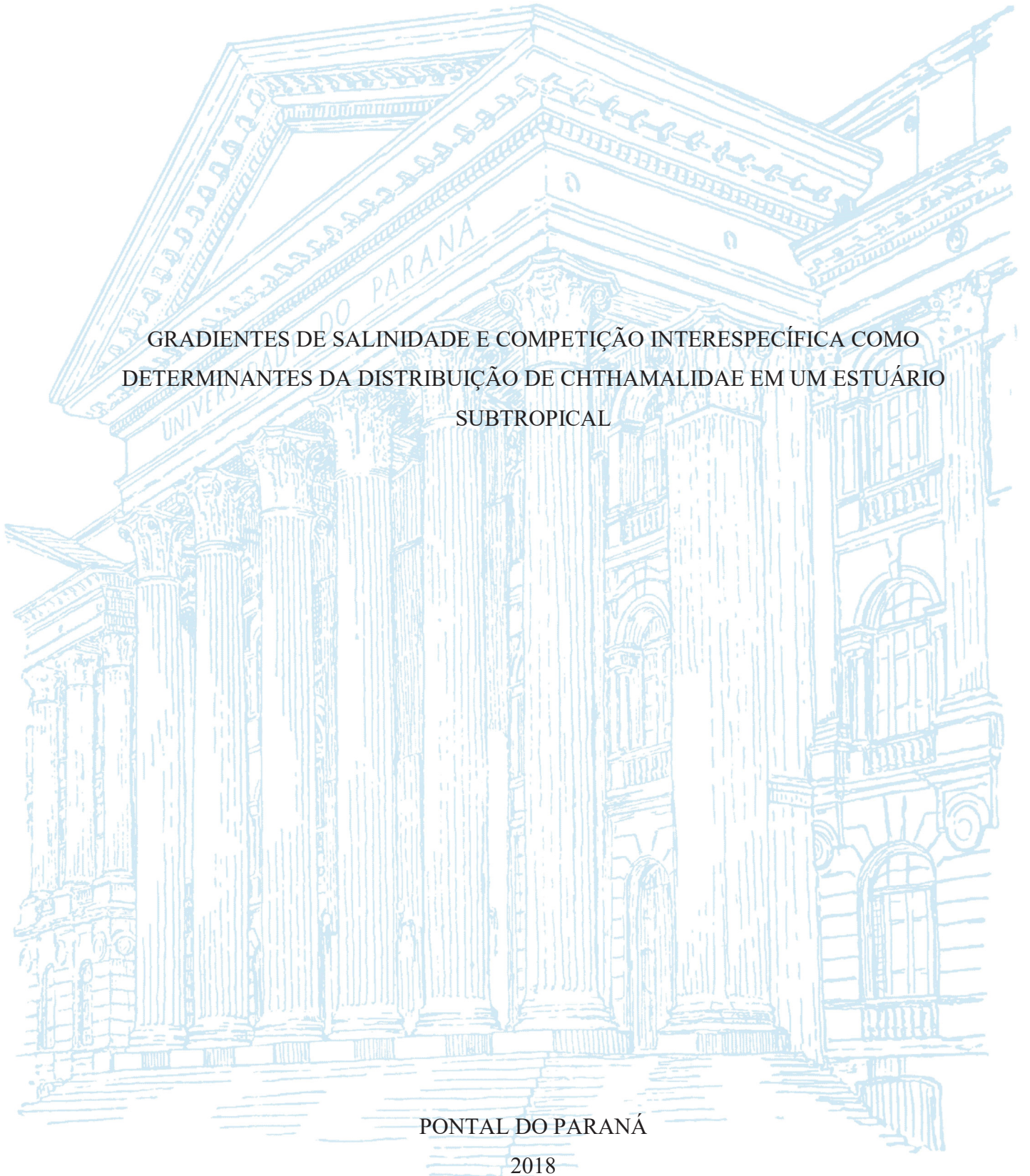
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

ANGELINE SAUCSEN

GRADIENTES DE SALINIDADE E COMPETIÇÃO INTERESPECÍFICA COMO
DETERMINANTES DA DISTRIBUIÇÃO DE CHTHAMALIDAE EM UM ESTUÁRIO
SUBTROPICAL

PONTAL DO PARANÁ

2018



ANGELINE SAUCSEN

GRADIENTES DE SALINIDADE E COMPETIÇÃO INTERESPECÍFICA COMO
DETERMINANTES DA DISTRIBUIÇÃO DE CHTHAMALIDAE EM UM ESTUÁRIO
SUBTROPICAL

Dissertação apresentada ao curso de Pós-graduação em Sistemas Costeiros e Oceânicos, Setor de Ciências da Terra da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre. Área de concentração: Biologia e Ecologia de Sistemas Oceânicos e Costeiros.

Orientador: Prof. Dr. Paulo da Cunha Lana

Co-orientador: Prof. Dr. Augusto Alberto Valero Flores

PONTAL DO PARANÁ

2018

CATALOGAÇÃO NA FONTE:
UFPR / SiBi - Biblioteca do Centro de Estudos do Mar
Elda Lopes Lira – CRB 9/1295

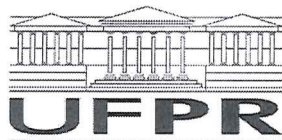
S255g Saucsen, Angeline
Gradientes de salinidade e competição interespecífica como determinantes da distribuição de chthamalidade em um estuário subtropical. / Angeline Sucsen. – Pontal do Paraná, 2018..
37 f.: il.; 29 cm.

Orientador: Prof. Dr. Paulo da Cunha Lana.
Coorientador: Prof. Dr. Augusto Alberto Valero Flores.

Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós-Graduação em Sistemas Costeiros e Oceânicos, Centro de Estudos do Mar, Setor de Ciências da Terra, Universidade Federal do Paraná.

1. Cracas. 2. Chthamalus. 3. Microeuraphia. 4. Costões rochosos. 5. Sistemas estuarinos. 6. Zona de entremarés. I. Título. II. Lana, Paulo da Cunha. III. Flores, Augusto Alberto Valero. IV. Universidade Federal do Paraná.

CDD 574.921



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
SETOR CIÊNCIAS DA TERRA
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO SISTEMAS COSTEIROS
E OCEÂNICOS

TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em SISTEMAS COSTEIROS E OCEÂNICOS da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da dissertação de Mestrado de **ANGELINE SAUCSEN** intitulada: **GRADIENTES DE SALINIDADE E COMPETIÇÃO INTERESPECÍFICA COMO DETERMINANTES DA DISTRIBUIÇÃO DE CHTHAMALIDAE EM UM ESTUÁRIO SUBTROPICAL**, após terem inquirido a aluna e realizado a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua APROVAÇÃO no rito de defesa.

A outorga do título de mestre está sujeita à homologação pelo colegiado, ao atendimento de todas as indicações e correções solicitadas pela banca e ao pleno atendimento das demandas regimentais do Programa de Pós-Graduação.

Pontal do Paraná, 27 de Março de 2018.

PAULO DA CUNHA LANA

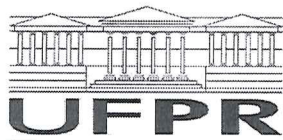
Presidente da Banca Examinadora (UFPR)

RONALDO CRISTOFOLETTI

Avaliador Externo (UNIFESP)

ROSANA MOREIRA DA ROCHA

Avaliador Externo (UFPR)



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
SETOR CIÊNCIAS DA TERRA
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO SISTEMAS COSTEIROS
E OCEÂNICOS

ATA Nº

ATA DE SESSÃO PÚBLICA DE DEFESA DE MESTRADO PARA A OBTENÇÃO DO GRAU DE MESTRE EM SISTEMAS COSTEIROS E OCEÂNICOS

No dia vinte e sete de março de dois mil e dezoito às 13:30 horas, na sala Anfiteatro, Avenida Beira Mar, s/n, Centro de Estudos do Mar, Bairro Pontal do Sul, Pontal do Paraná/PR, foram instalados os trabalhos de arguição da mestranda **ANGELINE SAUCSEN** para a Defesa Pública de sua dissertação intitulada **GRADIENTES DE SALINIDADE E COMPETIÇÃO INTERESPECÍFICA COMO DETERMINANTES DA DISTRIBUIÇÃO DE CHTHAMALIDAE EM UM ESTUÁRIO SUBTROPICAL**. A Banca Examinadora, designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em SISTEMAS COSTEIROS E OCEÂNICOS da Universidade Federal do Paraná, foi constituída pelos seguintes Membros: PAULO DA CUNHA LANA (UFPR), RONALDO CHRISTOFOLETTI (UNIFESP), ROSANA MOREIRA DA ROCHA (UFPR). Dando início à sessão, a presidência passou a palavra a discente, para que a mesma expusesse seu trabalho aos presentes. Em seguida, a presidência passou a palavra a cada um dos Examinadores, para suas respectivas arguições. A aluna respondeu a cada um dos arguidores. A presidência retomou a palavra para suas considerações finais. A Banca Examinadora, então, reuniu-se e, após a discussão de suas avaliações, decidiu-se pela APROVAÇÃO da aluna. A mestranda foi convidada a ingressar novamente na sala, bem como os demais assistentes, após o que a presidência fez a leitura do Parecer da Banca Examinadora. A aprovação no rito de defesa deverá ser homologada pelo Colegiado do programa, mediante o atendimento de todas as indicações e correções solicitadas pela banca dentro dos prazos regimentais do programa. A outorga do título de mestre está condicionada ao atendimento de todos os requisitos e prazos determinados no regimento do Programa de Pós-Graduação. Nada mais havendo a tratar a presidência deu por encerrada a sessão, da qual eu, PAULO DA CUNHA LANA, lavrei a presente ata, que vai assinada por mim e pelos membros da Comissão Examinadora.

Pontal do Paraná, 27 de Março de 2018.

PAULO DA CUNHA LANA

Presidente da Banca Examinadora (UFPR)

RONALDO CHRISTOFOLETTI

Avaliador Externo (UNIFESP)

ROSANA MOREIRA DA ROCHA

Avaliador Externo (UFPR)

*Dedico este trabalho ao meu pai, Daniel, e à minha mãe, Denize, por todo apoio nesta
trajetória de “bióloga marinha”.
Dedico ao meu namorado, Igor, por caminhar ao meu lado.*

*“Eis o mar, imenso e vasto.
Nele vivem inúmeras criaturas,
Seres vivos, pequenos e grandes.”
Salmos 104:25*

AGRADECIMENTOS

À CAPES, PGSISCO, CEM e Laboratório de Bentos pelo financiamento e apoio científico.

Ao ICMBio, pela licença concedida n. 57846-1.

Ao meu orientador, prof. Paulo da Cunha Lana, que desde o primeiro contato se mostrou otimista em trabalhar com a ecologia de costões rochosos. Obrigada por todo o apoio intelectual, logístico, financeiro e por ser meu “pai científico”.

Ao meu co-orientador, prof. Augusto Alberto Valero Flores, pelo tema central da dissertação e por nos “metralhar” com tanta informação, empolgação ecológica e pelas correções científicas da dissertação.

À banca examinadora, prof. Ronaldo Christofolletti e profa. Rosana Moreira da Rocha, que tem acompanhado o desenvolvimento desta dissertação desde o primeiro relatório parcial.

Ao corpo docente da PGSISCO, em especial aos professores Maikon di Domenico e Leonardo Sandrini, por todo o apoio metodológico e estatístico. Ao prof. Mauricio Noernberg pela ajuda com os dados físicos.

Ao prof. Fábio Pitombo da UFF, que sempre me ajudou com a identificação das cracas.

Ao Laboratório de Bentos, “nave-mãe e favela” pelo apoio nas coletas e pelas discussões descontraídas sobre ecologia de cracas. Mariana, Thayanne, Thaise, Gisele, Serena, Andrea, Bárbara, Patrick, Estela, Daphne, João, Matheus, Mírian, Juliana, muito obrigada. E principalmente ao Andrea, pela ajuda científica e correções informais da dissertação.

Aos barqueiros e motoristas do CEM. Em especial ao Josias, Abrão, Humberto (Betão), Ronei, Marco e Gerson que me ajudaram na escolha dos costões rochosos e no desenvolvimento náutico e operacional do trabalho.

A todos os alunos do CEM que me ajudaram nas coletas de campo: Igor, Carolina, Wivian, Michele, Tayla, Christina, Vítor, Paloma, Yasmym, Sabrina, Maria Clara, Gabrielle, Renan, João Henrique, Henrique, Dayane, Ana Bárbara, André, João Pedro, Matheus, Estela, Mateus, Mariana, Thayanne, Serena, Patrick, Moisés, Paula, Isabele, Andrea, Heitor, Gisele, Serena, Renata.

Aos alunos Vítor, Carolina e Selene pela ajuda na análise das fotos.

Aos meus pais, Daniel e Denize. Sem palavras o que tenho a agradecer a vocês. Eu sou o resultado do amor e dedicação de vocês. Я люблю тебе.

Ao meu namorado, Igor. Pelo apoio incondicional ao meu trabalho e à minha pessoa.

À minha família que sempre me apoiou nesta trajetória “subaquática”.

Aos integrantes da “gaiola”, minha família em Pontal: Mariane (Nane), Tara, Bruna, Giovanna, Stephane, Ronaldo, Valéria e Gabrieli.

Aos “idis pgsisco”, Priscila, Amanda, Paula, Gabriela, Bryan, Guilherme, obriiii.

Às minhas amigas Janaína, por me indicar ao meu orientador e professor, e à Adriana (Drica) pelo auxílio com o mapa do meu delineamento amostral.

Às “caracas”, animais em formato de vulcão que vivem nas pedras (explicação corriqueira de “que bicho eu estudo”).

A Deus, pela criação da biodiversidade e suas complexidades.

Muito obrigada por fazerem parte deste trabalho!

Gradientes de salinidade e competição interespecífica como determinante da distribuição de Chthamalidae em um estuário subtropical

Salinity gradients and interspecific competition as determinant of the distribution of Chthamalidae in a subtropical estuary

Revista-alvo: Biological Association of the United Kingdom, ISSN: 0025-3154, Impact Factor: 1.578, Qualis: B1

Saucsen, Angeline^{1*}; Lana, Paulo da Cunha¹; Flores, Augusto Alberto Valero²

1 Laboratório de Bentos, Centro de Estudos do Mar, Universidade Federal do Paraná, Av. Beira Mar s/n, 83255-000, Pontal do Sul, Paraná, Brasil

2 Universidade de São Paulo, Centro de Biologia Marinha (CEBIMar/USP), Rod. Manoel Hipólito do Rego, km 131.5, 11600-000, São Sebastião, São Paulo, Brasil

*Autor para correspondência: saucsenange@gmail.com

RESUMO

Comunidades de substratos consolidados são reguladas por forçantes físicas e biológicas que determinam padrões de distribuição de espécies em distintas escalas de tempo e espaço. Padrões de ocorrência nas zonas elevadas da região do entremarés, onde a diversidade é baixa, são frequentemente explicados pela variação de fatores físicos. Porém, certas condições ambientais podem dificultar a monopolização de recursos por uma espécie dominante, possibilitando a coexistência entre espécies que ocupam nicho semelhante. Nessas condições, interações interespecíficas podem se tornar igualmente relevantes. No sudeste do Brasil, a zona mediolitoral superior de costões expostos ao mar aberto é tipicamente colonizada por uma única espécie; a craca *Chthamalus bisinuatus*. Em estuários, outras duas espécies de cracas da família Chthamalidae (*Chthamalus proteus* e *Microeuraphia rhizophorae*) podem ocorrer em substratos consolidados, embora sejam desconhecidos quaisquer padrões de coexistência em escalas espaciais que permitam um melhor entendimento da ecologia desses sistemas na região. Este trabalho visou (i) descrever o padrão de distribuição de Chthamalidae e (ii) avaliar a distribuição vertical das espécies em locais onde foi observada uma coexistência expressiva para testar de maneira preliminar se a distribuição dessas cracas é compatível com um modelo de loteria de aquisição de recursos, ou com um processo de competição interespecífica por interferência. Observou-se que os povoamentos de cracas formam uma zona bem definida no mediolitoral superior do entremarés, desde o setor euhalino ao setor oligohalino, embora a extensão da zona dessas cracas seja maior no setor euhalino, quando comparado aos demais. Efeitos da exposição ao hidrodinamismo foram restritas ao setor euhalino, onde as cracas apresentaram uma maior área de cobertura em locais mais expostos. A densidade de cracas não apresentou variação consistente entre setores ou entre níveis de exposição ao hidrodinamismo, mas sim diferenças entre locais dentro de certas combinações desses fatores. Como resultado, o habitat realizado apresentou uma tendência decrescente desde a boca do estuário até o setor oligohalino. As três espécies foram registradas neste estudo: *Chthamalus bisinuatus* praticamente restrita ao setor euhalino, *Microeuraphia rhizophorae* aos setores polihalino e mesohalino, e *Chthamalus proteus* aos setores polihalino, mesohalino e oligohalino. Uma partilha substancial de habitat foi somente observada entre *M. rhizophorae* e *C. proteus*, e em apenas 3 das 16 localidades amostradas. Em densidades baixas, até 40% de cobertura de substrato, não houve segregação vertical aparente entre essas duas espécies. Acima de 40-50%, *M. rhizophorae* ocupou uma posição mais elevada com relação a *C. proteus*. Esses resultados sugerem um modelo de loteria em baixas densidades, mas a ocorrência de competição por interferência em altas densidades, pela qual *C. proteus* deslocaria *M. rhizophorae* para alturas superiores, onde as condições para o crescimento e reprodução são provavelmente menos favoráveis.

Palavras-chave: cracas, *Chthamalus*, *Microeuraphia*, costões rochosos, sistemas estuarinos, zona do entremarés, distribuição, competição

ABSTRACT

Hard-bottom communities are controlled by both physical and biological forcing which determine species distribution patterns at different temporal and spatial scales. Distribution patterns in the higher intertidal zones, where diversity is low, are frequently explained by the variation of physical factors. However, certain environmental conditions may prevent resource monopolization by any given dominant species, allowing the coexistence of species occupying similar niche space. Under such conditions, interspecific interactions may be equally relevant. In Southeastern Brazil, the upper midlittoral zone of rocky shores exposed to the open ocean is typically colonized by a single species; the barnacle *Chthamalus bisinuatus*. In estuaries, two other chthamalid barnacles (*Chthamalus proteus* and *Microeuraphia rhizophorae*) may also occur in intertidal hard substrates, but patterns of coexistence at relevant spatial scales are presently unknown, preventing a better understanding of the ecology of rocky shore systems in the region. This study aimed to (i) describe chthamalid distribution patterns and (ii) evaluate the vertical distribution of species where substantial coexistence was observed, as a means to preliminary test whether barnacle species distributions are compatible with a lottery-type model of resource acquisition, or with a process of interspecific interference competition. A well-defined chthamalid zone was observed along the entire estuary, from the euhaline to the oligohaline sector, although the extension of the barnacle cover was higher at the euhaline sector compared to the others. Effects of exposure to hydrodynamism were restricted to the euhaline sector, where the extent of the barnacle cover was larger at more exposed sites. Barnacle density did not vary consistently among sectors or between levels of exposure, and differences were limited to those between shores within combinations of main factors. As a result, the realized habitat tended to decrease from the mouth of the estuary to the oligohaline sector. All the three species were recorded in this study: *Chthamalus bisinuatus* was mostly restricted to the euhaline sector, *Microeuraphia rhizophorae* to the polyhaline and mesohaline sectors, and *Chthamalus proteus* to the sectors polyhaline, mesohaline and oligohaline. Habitat partitioning was substantial at only 3 of the 16 sampled sites, and only between *M. rhizophorae* and *C. proteus*. At low barnacle density (up to 40% cover) there was no apparent vertical segregation between species. Above 40-50% cover, *M. rhizophorae* occupied on average a more elevated position on the shore compared to *C. proteus*. These results suggest a lottery-type model when vacant space is still abundant but interspecific interference competition at high barnacle densities, with *C. proteus* displacing *M. rhizophorae* to higher shore levels where conditions for growth and reproduction are probably less favorable.

Keywords: barnacles, *Chthamalus*, *Microeuraphia*, rocky shores, estuarine systems, intertidal zone, distribution, competition

SUMÁRIO

1. Introdução	5
2. Objetivos e hipóteses	8
3. Materiais e métodos	8
3.1 Área de estudo	8
3.2 Amostragem	9
3.3 Análises estatísticas.....	12
4. Resultados	14
4.1 Características da zona de Chthamalidae	14
4.2 Distribuição das espécies ao longo do CEP	17
4.3 Coexistência entre <i>Chthamlus proteus</i> e <i>Microeuraphia rhizophorae</i>	17
5. Discussão	20
6. Conclusão	24
Referências	25
Anexo 1	29
Anexo 2	30
Anexo 3	31

1. Introdução

O assentamento larval e o recrutamento juvenil são os processos iniciais na estruturação das comunidades incrustantes, garantindo, quando bem-sucedidos, a persistência das populações. Porém, vários processos que ocorrem em estágios mais avançados podem alterar substancialmente os padrões iniciais de distribuição das espécies. Comunidades da zona entremarés de substratos consolidados, quando em equilíbrio, apresentam frequentemente um padrão de zonação vertical resultante de diferentes processos físicos e biológicos (Lewis, 1964; Stephenson e Stephenson, 1972). De acordo com Rafaelli e Hawkins (1999), os limites superiores de distribuição dos organismos são controlados por fatores físicos, especialmente o estresse térmico e o potencial de dessecação, enquanto os limites inferiores de distribuição são controlados por interações biológicas como competição e predação.

A zona de cracas do mediolitoral – uma característica universal em costões rochosos tropicais e temperados (Stephenson e Stephenson, 1972) - é sabidamente controlada por esses dois tipos de fatores. Apesar de o assentamento das larvas cypis poder ocorrer em maior intensidade em zonas inferiores do entremarés (Barbosa et al. 2016; Bertness et al. 1992, Connell, 1961; Jenkins 2005), os recrutas iniciais nesses níveis não conseguem se desenvolver devido à ocorrência de biofilmes bem desenvolvidos (Bertness et al., 1992; Holmstrom et al., 1992; Olivier et al., 2000), porque são cobertos por povoamentos de mexilhões que necessitam da rugosidade gerada pelas cracas para poder assentar e crescer (Berincà et al., 2015; Navarrete e Castilla, 1990), ou porque são predados, especialmente por gastrópodes muricídeos (Connell, 1972; Hughes et al., 1992; Luckens, 1975). No substrato logo acima, livre desses efeitos negativos, a faixa de cracas pertencentes à família Chthamalidae tende a ser um povoamento homogêneo, não havendo um gradiente de densidade vertical claro. O limite superior da faixa de cracas é com frequência muito evidente, marcando a divisão entre a zona mediolitoral superior e zona supralitoral. O potencial de dessecação define a altura

desse limite (Bertness et al., 1999; Foster, 1971). As cracas ctamalídeas compreendem espécies com seis placas calcárias rígidas e corpo em formato de vulcão, que crescem sem passar por mudas (Ruppert et al., 2004). Dadas as condições necessárias, como abundância de alimento e exposição às ondas, o mediolitoral superior é muitas vezes saturado (cerca de 80 a 100% de cobertura) por uma única espécie. Populações de Chthamalidae são dominantes em costões rochosos expostos à ação das ondas, porém alguns autores reportam menores densidades em costões protegidos e em substratos estuarinos (Arribas et al., 2014; Young, 1993), embora existam registros dessas cracas em salinidades muito baixas (Amaral & Nallin, 2011; Farrapeira, 2008).

A zona mediolitoral superior de costões subtropicais no sul e sudeste do Brasil é igualmente dominada por populações de Chthamalidae (Cirripedia), além de animais móveis, como gastrópodes litorínídeos *Echinolittorina lineolata* (d'Orbigny, 1840) e as baratas-do-mar *Ligia* spp. (Bueno et al., 2010; Christofolletti et al., 2011; Miloslavich et al., 2016). Embora não tenham sido realizadas manipulações experimentais que demonstrassem o papel da dessecação na delimitação do limite superior dessas cracas, há evidência que as condições térmicas nessa altura do entremarés afetam a sobrevivência e reprodução de *Chthamalus bisinuatus* (Freuchet et al., 2015; Kasten et al., 2013). Povoamentos dominados por mexilhões *Brachidontes* spp, ostras *Crassostrea* spp (principalmente sob a influência de cursos de água doce), ou cracas *Tetraclita stalactifera* (Lamarck, 1818) caracterizam a zona abaixo do limite inferior de *Chthamalus* (Christofolletti, et al., 2011; Eston et al., 1986; Lopez et al., 2014; Pardal-Souza et al., 2017; Tanaka e Magalhães, 2002). A dinâmica dos povoamentos dessas cracas é, porém, amplamente desconhecida.

As três espécies alvo deste estudo são a craca estenohalina *Chthamalus bisinuatus* (Pilsbry, 1916) e as cracas eurihalinas *Chthamalus proteus* Dando e Southward, 1980 e *Microeuraphia rhizophorae* (De Oliveira, 1940). *Chthamalus bisinuatus* ocorre no Brasil, do

Piauí até o Rio Grande do Sul, Ilha de Trindade e Uruguai. *Chthamalus proteus* ocorre desde a Flórida até a Colômbia, Caribe e Brasil (do Rio Grande do Norte até Santa Catarina). *Microeuraphia rhizophorae* ocorre nas Bahamas, Antilhas, Panamá, Colômbia e Brasil, do Maranhão até o Paraná (Young, 1993). A morfologia de *C. bisinuatus* varia em função do habitat e da densidade populacional. Em baixas densidades, suas conchas têm uma forma deprimida cônica e uma tendência de fusão das placas parietais; em altas densidades, as carapaças têm uma forma cilíndrica, mantendo a tendência para a fusão e morfologia de elevação. *Chthamalus proteus* possui conchas cônicas, com seis placas distintas não fundidas, quando ocorrem em lugares protegidos e baixa densidade (Young, 1993). Geralmente não é encontrada em agregações ou manchas (altas densidades). As placas de *M. rhizophorae* são distintas umas das outras (Oliveira, 1940) e separadas por extensões triangulares (**Anexo 1**).

O padrão de distribuição de cracas já foi descrito em diferentes locais e condições (Berger et al., 2006; Klôh et al., 2013; Farrapeira, 2008; Jenkins, 2005; Junqueira et al., 2000). A zonação de Chthamalidae no mediolitoral da costa sul e sudeste do Brasil obedece a padrões reconhecíveis e recorrentes. *Chthamalus bisinuatus* habita os estratos superiores do mediolitoral, principalmente em costões expostos. Sua ocorrência é menor em costões abrigados e geralmente não toleram salinidades baixas. *C. proteus* ocorre nos estratos inferiores do mediolitoral e é mais abundante em costões rochosos abrigados, não tolerando salinidades baixas, ficando restrita a ambientes euhalinos e mesohalinos. *Microeuraphia rhizophorae* é adaptada a ambientes estuarinos, sendo encontrada em níveis acima de *Chthamalus* spp. em ambientes euhalinos, polihalinos e oligohalinos (Amaral e Nallin, 2011; Farrapeira, 2008; Junqueira et al., 2000). Apesar dos estudos anteriores sobre os padrões de distribuição de ctamalídeos, este é o primeiro estudo a adotar um desenho amostral hierarquizado, com escalas espaciais variando de quilômetros a centímetros, ao longo de um

gradiente de salinidade de um estuário subtropical, como estratégia para avaliar o papel das distintas forçantes ambientais.

2. Objetivos e hipóteses

Este trabalho descreve o padrão de distribuição de Chthamalidae ao longo de um gradiente de salinidade de um estuário subtropical e avalia os processos de competição interespecífica entre *Chthamalus bisinuatus*, *Chthamalus proteus* e *Microeuraphia rhizophorae* ao longo de um gradiente de salinidade e exposição na Baía de Paranaguá.

Hipotetizamos que a distribuição é condicionada pelo gradiente de salinidade e exposição à ação de ondas em maior escala, mas que processos de competição interespecífica são determinantes da distribuição em pequena escala. Os padrões de ocupação de espaço foram avaliados por análises comparativas da altura relativa ponderada de cada espécie, na medida em que mudanças significativas na altura de Chthamalidae em locais onde duas ou três espécies coexistem poderiam indicar competição. Espera-se que *C. bisinuatus* seja mais abundante no setor euhalino, pois tem maior habilidade competitiva em maiores salinidades. Da mesma maneira, *C. proteus* seria menos abundante no setor oligohalino, pois perderia habitats para *M. rhizophorae*, sendo deslocada para os estratos mais superiores.

3. Materiais e métodos

3.1 Área de estudo

A área de estudo é o eixo leste - oeste do Complexo Estuarino de Paranaguá (CEP), cobrindo uma distância de 45 km e compreendendo as Baías de Antonina e Paranaguá (**Figura 1**). O CEP é convencionalmente dividido em quatro setores de salinidade: euhalino (com a salinidade variando entre 30-34), polihalino (entre 25-30), mesohalino (15-25), onde há a zona de máxima turbidez, e oligohalino (1-15), localizado na Baía de Antonina (Castella

et al., 2006; Lana et al., 2001). Os substratos consolidados disponíveis compreendem grandes extensões de costões rochosos perto da boca do estuário, os quais são escassos nos demais setores do CEP (Castella et al., 2006), sendo gradualmente substituídos por áreas de maior fragmentação (calhaus e matacões), habitats artificiais (principalmente pilares de trapiches) e troncos de árvores de manguezais, os quais cobrem extensas áreas nos setores a montante, sujeitos a um elevado aporte de água doce. Os ventos predominantes são de leste e sul. No verão, ocorre excedente hídrico, com um significativo aumento do aporte de água doce. As marés são semidiurnas, com baixa amplitude, não passando de 2 m (Angulo e Souza, 2014) e há uma crescente amplitude de maré do setor euhalino para o setor oligohalino (Angulo et al., 2016).

Há diversos estudos sobre a fauna incrustante da região, embora o foco principal sejam as comunidades do sublitoral raso, e em especial a ocorrência de espécies invasoras em substratos artificiais (Bumbeer e Rocha, 2016; Klôh et al., 2013; Rocha e Kremer, 2005). Estudos que tenham examinado a estrutura de comunidades de substratos consolidados do entremarés ao longo do CEP são raros (Miloslavich et al., 2016).

3.2 Amostragem

O delineamento amostral hierarquizado consistiu de dois locais amostrados, de outubro a dezembro de 2016, em cada um dos quatro setores principais do CEP (euhalino, polihalino, mesohalino e oligohalino), e em cada um de dois regimes principais de exposição ao hidrodinamismo (protegido e exposto), totalizando 16 locais (**Figura 1**). No setor euhalino foram considerados expostos os locais recebendo a ação direta das ondas (i.e. voltados a mar aberto). Nos demais setores não há impacto direto da ondulação, tendo sido considerados expostos os locais sujeitos a uma maior turbulência gerada por ventos e correntes de maré. Devido à dificuldade em encontrar afloramentos rochosos naturais nos setores mais internos

do estuário, três locais consistiram em habitats artificiais e as amostragens foram realizadas em pilastras de trapiches (PI, EU, TA; **Anexo 2**) a fim de manter o delineamento hierarquizado.

Em cada local foram delimitadas transecções, perpendiculares à linha de água, para obter estimativas de densidade e posição vertical das diferentes espécies. Foi inicialmente verificado quais das três espécies ocorriam no local e então foram estabelecidos 5 transectos aleatoriamente para cada espécie, de modo a poder obter estimativas independentes de densidade para cada uma delas. Esses transectos consistiram em uma sucessão de quadrantes de 5 x 5 cm ao longo da zona de cobertura de cracas ctamalídeas, desde o limite superior da zona dominada por cracas *Tetraclita stalactifera* e / ou ostras *Crassostrea* spp., até o limite superior de ocorrência de Chthamalidae. Todos os quadrados foram dispostos sobre substratos verticais, ou quase verticais. Desta forma, o número de quadrados em cada transecção variou em função da largura da faixa de cracas.

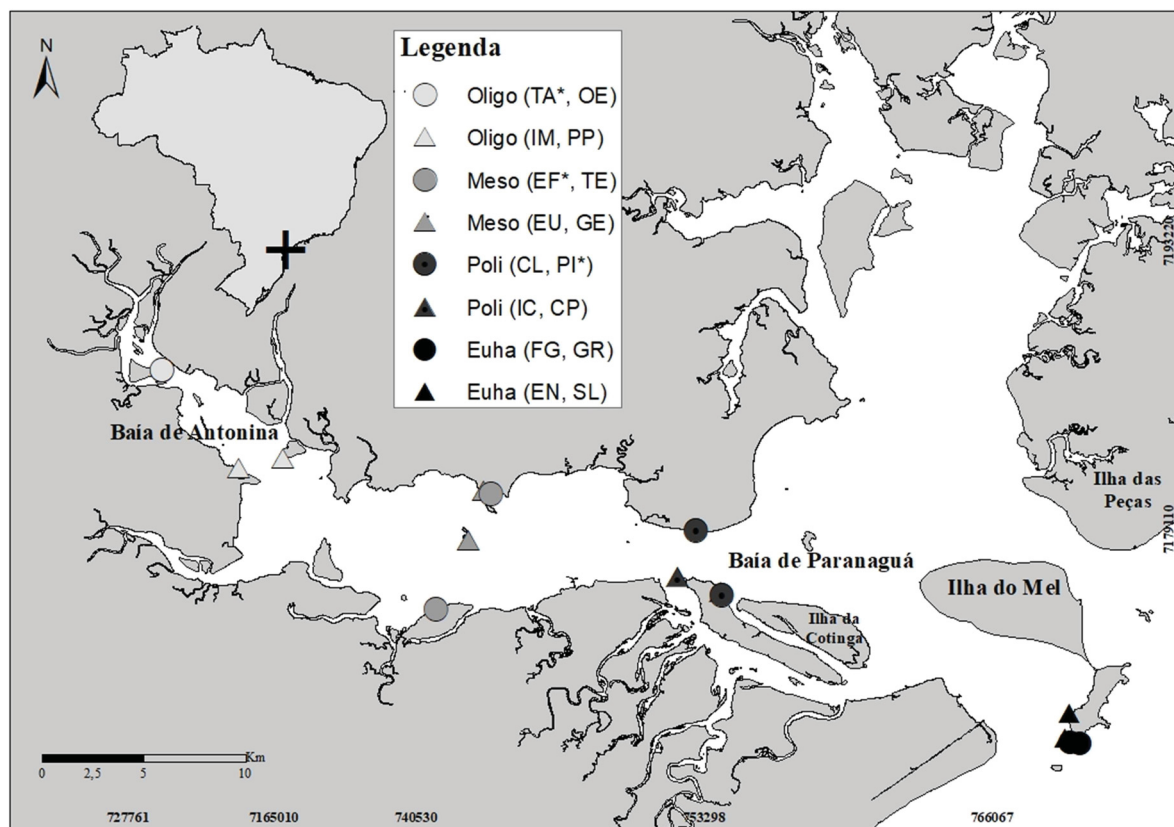


Figura 1. Mapa de localização dos 16 locais de amostragem ao longo das Baías de Paranaguá e Antonina (Oligo = oligohalino, Meso = mesohalino, Poli = polihalino, Euha = euhalino, \circ = exposto, Δ = abrigado, * = substrato artificial). Os locais amostrados no setor euhalino em condição abrigada foram Encantadas (EN) e Saco do Limoeiro (SL) e em condição exposta na Ilha do Mel (FG) e na Gruta (GR). Os locais escolhidos no setor polihalino em condição abrigada foram Ilha da Cotinga (IC) e Ilha da Cotinga ao lado do Porto de Paranaguá (CP) e em condição exposta, lado leste da Ilha da Cotinga (CL) e Piaçaguera (PI). Os locais escolhidos no setor mesohalino em condição abrigada foram Eufрасina (EU) e Ilha Gererê (GE) e em condição exposta Eufрасina (EF) e Teixeira (TE). Os locais escolhidos no setor oligohalino em condição abrigada foram a Ilha Mamanguava (IM) e a Ponta da Pita (PP) e em condição exposta o trapiche de Antonina (TA) e um ponto na Baía de Antonina (OE).

Todos os quadrantes (5 x 5 cm) de cada transecto foram fotografados com uma câmera digital Kodak 12.2 MP e as imagens foram analisadas com o *software* photoQuad© (Trygonis e Sini, 2012). Em específico, foram obtidas estimativas de abundância (em termos de porcentagem de cobertura) com base em 50 pontos dispostos de maneira aleatória sobre as imagens. Este aplicativo permite avaliar a abundância relativa através da porcentagem de cobertura das espécies. Análises preliminares aplicando teste T com o *software* R (R Core Team, 2016) definiram 50 pontos como o mínimo necessário para estimativas confiáveis da cobertura.

As cracas acima de 3 mm de diâmetro opercular foram identificadas até o nível de espécie, enquanto que as menores foram categorizadas indistintamente como ‘Chthamalidae’. A densidade de cada espécie, e de Chthamalidae, por transecto foi calculada como a média das coberturas de todos os ‘n’ quadrados que cobriram a zona de amostragem.

A altura total dessa zona concentra a maior densidade de cracas ctamalídeas e foi medida nas campanhas de campo com uma fita métrica. As porcentagens de cobertura média de cada quadrado e transecto foram extraídas por meio do aplicativo photoQuad©. Com estas variáveis calculamos h , a altura relativa ponderada para cada espécie:

$$h = \frac{\sum_{i=1}^n (C_i \times h_i)}{\sum_i^n C_i}$$

onde C_i e h_i correspondem à cobertura e à altura no quadrante i , e n ao número de quadrados compreendidos no transecto.

As três variáveis utilizadas para as análises estatísticas foram a altura relativa ponderada, a porcentagem de cobertura e o habitat realizado (**Anexo 3**).

3.3 Análises estatísticas

A altura relativa ponderada, a porcentagem de cobertura e o habitat realizado de cracas ctamalídeas foram examinados mediante uma análise de variância específica, na qual foram considerados os fatores fixos e ortogonais ‘setor’ (com quatro níveis: eupalino, polihalino, mesopalino e oligopalino) e ‘exposição’ (dois níveis; alta e baixa exposição ao hidrodinamismo). De maneira a prover replicagem adequada, foram amostrados dois locais em cada uma das combinações dos fatores acima, conforme explicado em ‘Área de estudo’. Assim, ‘local’ é um fator aleatório aninhado na interação dos fatores principais (setor*exposição). Para estas análises, com foco nos povoamentos gerais de cracas ctamalídeas, e não em nenhuma espécie em particular, quaisquer transectos obtidos em cada

um dos locais amostrados poderiam ser utilizados. No intuito de obter uma análise balanceada foram selecionados aleatoriamente 5 transectos em cada local (coincidindo com o tamanho amostral de locais onde apenas uma das espécies ocorreu). O teste de Cochran foi utilizado para verificar o pressuposto de homocedasticidade nos dados. Quando verificada esta condição, a análise prosseguiu utilizando dados não transformados. Em um dos casos (habitat realizado) procedeu-se à transformação logarítmica de log natural $\ln(x)$. No caso da altura do habitat não foi possível cumprir o pressuposto. Mesmo assim, os dados foram examinados segundo o mesmo modelo, uma vez que o tamanho amostral usado e a condição de balanceamento tornam a análise robusta à heterogeneidade de variâncias (Underwood, 1997). Testes *a posteriori* Student-Newman-Keuls (SNK) foram realizados para identificar contrastes específicos para as fontes de variação significativas.

Coexistência significativa entre as espécies de estudo foram somente identificadas para duas das espécies e em poucas localidades amostradas (ver ‘Resultados’). Para testar de maneira preliminar se a distribuição dessas espécies se dá ao acaso ou se existe uma segregação vertical, foi calculada para cada transecto ($n = 10$), a diferença entre a altura vertical média dessas espécies (uma medida de segregação vertical). Em seguida, para cada local, foi testada a correlação linear entre a densidade geral de cracas e a segregação vertical entre as espécies focais. Os resultados dessa análise e respectivas interpretações estão apresentados na **Figura 2**.

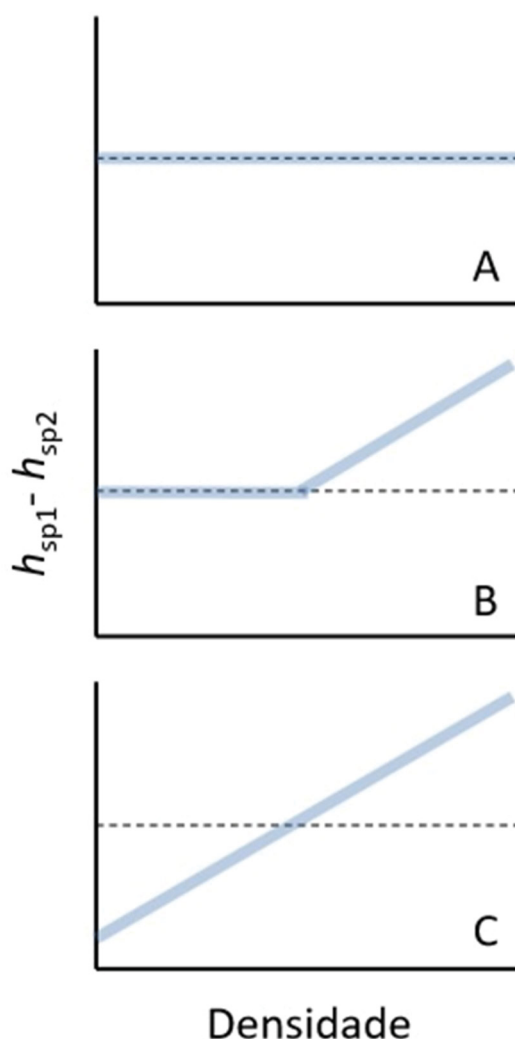


Figura 2. Relações hipotéticas entre a densidade de cracas e a segregação vertical de espécies ($h_{sp1}-h_{sp2}$). A) Ausência de segregação, sugerindo um modelo de loteria de aquisição de recursos. B) Segregação dependente de densidade, pela qual a competição interespecífica por interferência desloca uma das espécies (sp1) para habitat menos favorável quando o espaço disponível se torna limitante. C) Inversão do padrão estabelecido durante processos iniciais (assentamento, recrutamento inicial) por processos de competição interespecífica dependentes de densidade.

4. Resultados

4.1 Características da zona de Chthamalidae

Os povoamentos de cracas ctamalídeas formaram zonas bem definidas no mediolitoral superior ao longo das Baías de Paranaguá e de Antonina, ocorrendo desde o setor eusalino até o setor oligohalino. A altura relativa ponderada da faixa de cracas variou significativamente entre os setores, sendo maior no setor eusalino quando comparado aos demais ($p < 0,001$;

Tabela 1, Figura 3A). A interação significativa entre ‘setor’ e ‘exposição’ (**Tabela 2**) indica que os efeitos do hidrodinamismo não foram consistentes ao longo do complexo estuarino. Nomeadamente, esses efeitos foram restritos ao setor euhalino, onde a ondulação promoveu uma expansão da cobertura de cracas ($p < 0,05$, **Figura 3B**). Não foram observadas variações significativas ao longo do estuário, ou de acordo com o nível de exposição ao hidrodinamismo, na porcentagem de cobertura na zona de cracas ctamalídeas. Foram detectadas, no entanto, diferenças significativas entre localidades para duas das combinações dos fatores principais (locais expostos polihalinos e locais expostos mesohalinos; **Figura 3B**, $p < 0,05$), indicando que outros fatores, não examinados neste estudo, podem exercer um papel importante no controle da densidade de cracas a uma escala menor, como por exemplo substratos artificiais e áreas sombreadas. Como resultado das duas primeiras variáveis (altura relativa ponderada e porcentagem de cobertura), o habitat realizado decresce numericamente desde o setor euhalino ao setor oligohalino (**Figura 3C**). Contudo, a grande variabilidade observada em alguns casos, como a verificada no setor euhalino ou nos locais expostos do setor polihalino, dificultam a comparação entre setores. Diferenças significativas ($p < 0,05$) respaldam somente o menor habitat realizado no setor oligohalino quando comparado aos demais (**Figura 3C**).

Tabela 1. Sumário dos resultados da ANOVA para a análise da altura relativa ponderada, porcentagem de cobertura e habitat realizado das cracas ctamalídeas.

	Altura relativa ponderada (cm)			Porcentagem de cobertura (%)		Habitat realizado	
	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Setor: Se	3	27,19	0,001	2,05	0,186	12,24	0,002
Exposição: Ex	1	0,04	0,848	0,83	0,389	1,08	0,330
Local (Se*Ex)	8	0,85	0,563	5,81	0,001	1,76	0,103
Se*Ex	3	4,10	0,049	1,09	0,407	1,27	0,347
Res. <i>df</i> = 64							
dados não-transformados <i>C</i> =0,3008, <i>p</i> < 0.01				dados não-transformados <i>C</i> =0,1974		Ln (x) <i>C</i> =0,2053	

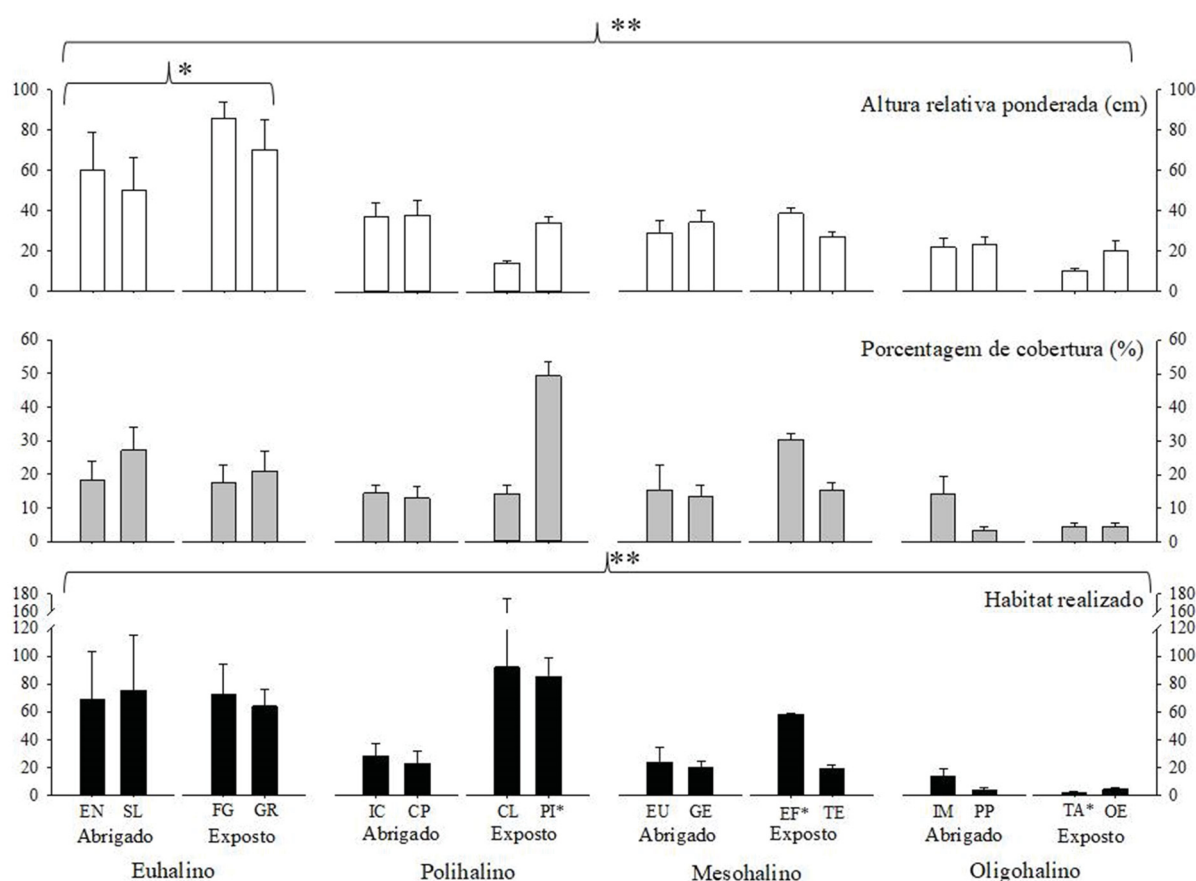


Figura 3. Variação da altura relativa ponderada (A), da porcentagem de cobertura (B) e do habitat realizado (C) para as cracas ctamalídeas de acordo com o nível de exposição ao hidrodinamismo e ao longo dos setores de salinidade do Complexo Estuarino de Paranaguá (* = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$). PI*, EU*, TA* = locais de substrato artificial.

4.2 Distribuição das espécies ao longo do CEP

A distribuição das espécies ao longo do CEP foi marcadamente heterogênea (**Figura 4**). Como esperado, *Chthamalus bisinuatus* ocorreu quase que exclusivamente no setor euhalino. Coberturas substanciais foram verificadas nas quatro localidades amostradas nesse setor, além de ocorrência marginal em uma localidade exposta no setor polihalino (CL; **Figura 4**). *Microeuraphia rhizophorae* ocorreu de maneira muito restrita no setor euhalino (SL, GR, cobertura inferior a 2%, **Figura 4**), atingindo maiores densidades no setor polihalino (em locais expostos) e no setor mesohalino (em um local exposto e outro abrigado, **Figura 4**). *Chthamalus proteus* ocorreu em todos os setores, exceto no setor euhalino, sendo a única espécie a colonizar o setor oligohalino (**Figura 4**).

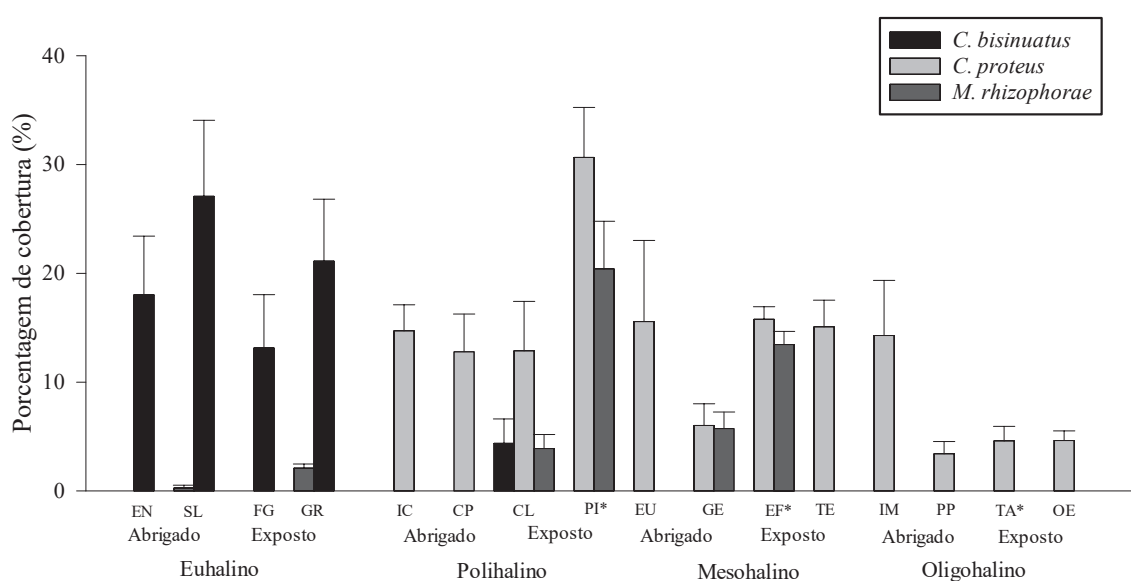


Figura 4. Porcentagem de cobertura de *Chthamalus bisinuatus*, *C. proteus* e *Microeuraphia rhizophorae* nas Baías de Paranaguá e de Antonina (* = locais de substrato artificial).

4.3 Coexistência entre *Chthamalus proteus* e *Microeuraphia rhizophorae*

Coexistência expressiva entre as espécies de Chthamalidae foi restrita a duas espécies (*Chthamalus proteus* e *Microeuraphia rhizophorae*) e a três localidades (PI, GE e EF), compreendendo os setores polihalino e mesohalino (**Figura 4**). A relação entre a densidade

geral de cracas e a segregação vertical dessas duas espécies dá suporte ao segundo padrão mostrado na **figura 2**, ilustrando um caso de competição interespecífica a partir de um valor-limiar de densidade. A **figura 5** mostra essas relações para as três localidades. Em GE e EF, onde as densidades de cracas variaram de aproximadamente 3 a 23% e de 1 a 39% respectivamente, não foi observada qualquer correlação e os valores obtidos se distribuem em torno de zero, ou seja, da condição de não-segregação. Já em PI, onde a densidade de cracas é muito maior (variando entre 23 e 76%), foi observada uma correlação positiva ($r = 0,77$; $p < 0,01$), com segregação significativa a partir de 60%, conforme indicado pelo limite inferior do intervalo dessa relação (95%; **Figura 5**).

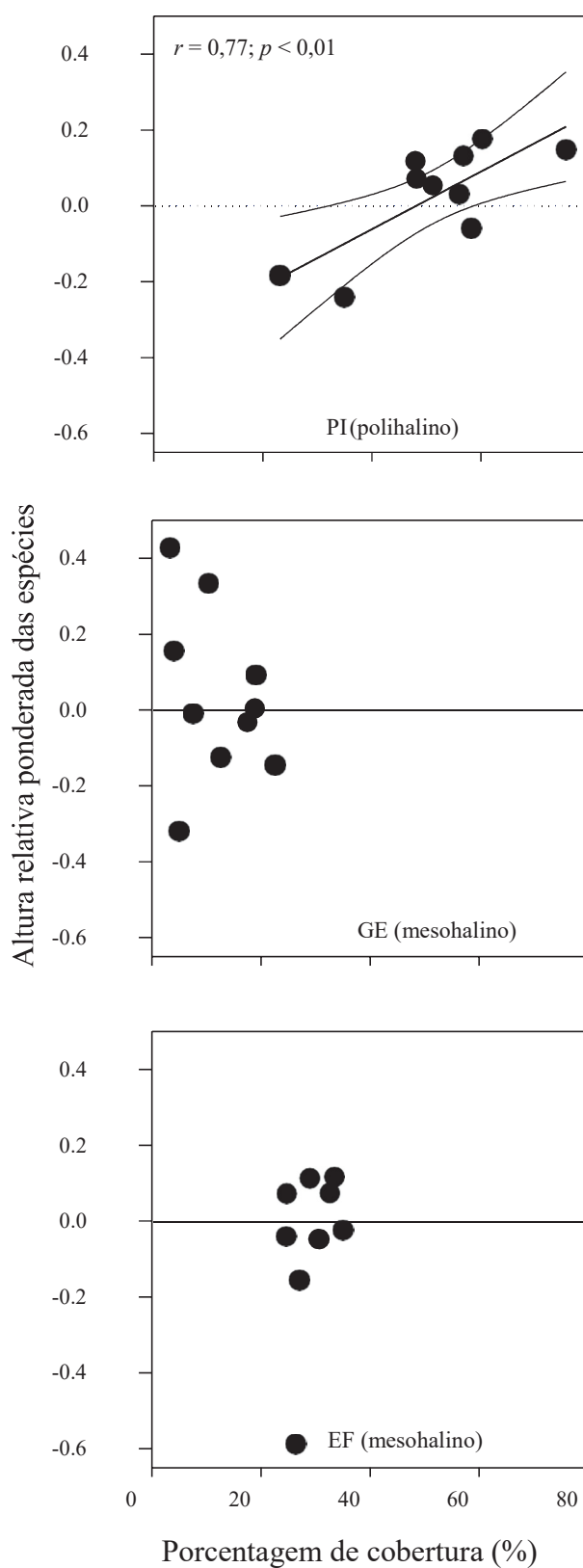


Figura 5. Relação linear entre a porcentagem de cobertura de cracas ctamalídeas e a segregação vertical de *Microeuraphia rhizophorae* (mr) e *Chthamalus proteus* (cp), dada como a diferença entre a altura média das duas espécies ($h_{mr} - h_{cp}$) nos transectos examinados em Piaçaguera, Gererê e Eufrasina ($n = 10$ em cada local), (* = locais de substrato artificial).

5. Discussão

O estudo mostrou que o mediolitoral superior de substratos consolidados, ao longo de um gradiente estuarino de 45 km, pode ser consistentemente povoado por cracas da família Chthamalidae, formando sempre uma zona nítida. A funcionalidade desse habitat, provendo um elo energético entre o ambiente pelágico e bentônico através do consumo de partículas em suspensão, foi garantida pela sucessão da dominância de espécies ao longo do gradiente de salinidade. *Chthamalus bisinuatus* povoa quase que exclusivamente os costões do setor euhalino, enquanto que *C. proteus* tende a dominar nos demais setores, sendo a única espécie a colonizar o setor mais interno do estuário (oligohalino). O padrão de ocorrência e distribuição de *C. proteus* não é consistente com registros prévios na literatura, nos quais não há referência a essa espécie em áreas abrigadas e oligohalinas (Amaral e Nallin, 2011; Farrapeira, 2008; Junqueira et al., 2000). No entanto, *C. proteus* foi também registradas em áreas sombreadas dos costões rochosos no setor euhalino (observações pessoais), apesar da ausência de registro nos transectos amostrados neste setor. Áreas sombreadas podem favorecer a sobrevivência de espécies do entre-marés (Chan e Williams, 2003), por estarem menos sujeitas ao estresse térmico e à dessecação. A distribuição da espécie *Microeuraphia rhizophorae* sugere uma ocupação mais oportunista (e generalizada), uma vez que ela pode ocorrer, mesmo que em densidades muito baixas, no setor euhalino, além de cobrir extensões consideráveis de substratos consolidados dos setores polihalino e mesohalino. Muito provavelmente, a tolerância ao estresse osmótico dessas espécies desempenha um papel crucial em sua distribuição ao longo do estuário. Trabalhos de cunho experimental, que permitam testar conjuntamente os efeitos da salinidade e do estresse térmico no desempenho dessas espécies, poderão esclarecer melhor os processos responsáveis pelos padrões aqui observados.

A exposição ao hidrodinamismo somente teve um efeito significativo na extensão da cobertura de cracas no setor euhalino, onde a ação das ondas, e não as correntes de maré, é o principal determinante do regime de imersão e da umectação dos povoamentos durante períodos de maré baixa. O aumento da altura de zona de cracas em áreas de maior exposição não surpreende, condizendo com as observações clássicas de Lewis (1964) e Stephenson e Stephenson (1972) e as observações de Christofolletti et al. (2011). Maior exposição às ondas aumenta a frequência de breves períodos de imersão e provê maior umectação (via spray) durante a baixa-mar, permitindo a redução do estresse térmico e o potencial de dessecação em níveis mais altos do entremarés. A ação das ondas ameniza, portanto, as condições ambientais e possibilita a colonização de uma área maior dos costões. Outros autores destacam ainda efeitos positivos da ação das ondas no fluxo de larvas competentes, incrementando a taxa de assentamento, ou mesmo do fluxo de partículas alimentares, aumentando a eficiência da alimentação das cracas (Barbosa et al., 2016; Bertness et al., 1992, 1991; Burrows et al., 1992; Christofolletti et al., 2011; Jenkins, 2005). Os resultados do presente estudo, porém, indicam que o aumento do fluxo de água, por si só, não exerce um efeito significativo na altura da zona de cracas ctamalídeas. Ao contrário do observado no setor euhalino, onde o impacto das ondas faz a diferença, o incremento de hidrodinamismo devido a uma maior exposição às correntes de maré, dentro do estuário, não resultou em uma expansão da banda de cracas. Da mesma maneira, a crescente amplitude de maré do setor euhalino para o setor oligohalino (Angulo et al., 2016) não se reflete em uma expansão da zona de cracas a montante. Nossos resultados sugerem, portanto, que não é a eficiência alimentar ou um eventual incremento na taxa de assentamento que determinam a amplitude do habitat dos ctamalídeos, mas sim a mitigação do estresse térmico.

Ao contrário da amplitude da zona de cracas, que é maior no setor euhalino comparado aos demais, a densidade dos povoamentos (em termos de porcentagem de

cobertura) não apresentou variação consistente entre setores ou entre níveis de exposição ao hidrodinamismo. É prematuro no momento inferir os mecanismos responsáveis por essa relativa homogeneidade na densidade de cracas, mas, aparentemente, tal fato se deve à sucessão de espécies observada ao longo do gradiente estuarino. Ao contrário de habitats estuarinos específicos colonizados majoritariamente por uma única espécie, nos quais é comum observar gradientes de densidade correlacionados positivamente com a distribuição de larvas ou recrutas recentes (McGrorty e Gosselard, 1991; Silva et al., 2006), a presença de diferentes espécies com preferências de salinidade específicas poderia promover uma distribuição mais equitativa de propágulos no plâncton e, portanto, uma capacidade generalizada de suprir novos recrutas aos habitats bentônicos. Para avaliar essa possibilidade seria necessário amostrar adequadamente o plâncton ao longo do CEP e testar, especificamente, se as larvas das espécies que colonizam os setores internos (i.e. *Microeuraphia rhizophorae* e *Chthamalus proteus*) ficam de fato retidas em águas estuarinas. Esse seria um achado interessante, uma vez que estratégias de retenção larval dentro de estuários, embora verificadas em diferentes grupos (Chen et al. 1997; Strathmann, 1982), implicam tolerância a baixas salinidades, o que não é comum em larvas de cracas (Chan et al. 2001; Nasrolahi et al. 2016; Qiu e Qian, 1999).

A alta saturação e competição por espaço em PI pode ter sido favorecida pelo substrato local ser artificial. De fato, já foram comprovadas diferenças entre comunidades de substrato artificial e comunidades de substrato natural na zona entre-marés (Benedetti-Cecchi et al., 2003; Bulleri e Chapman, 2004).

Taxas de assentamento podem ser afetadas pelo biofilme bacteriano (Holmstrom et al., 1992; Olivier et al., 2000), pela cor, temperatura e material do substrato (Ells et al., 2016), como evidenciado em estudos sobre as espécies *Chthamalus bisinuatus* e *C. proteus* (Lathlean e Minchinton, 2012).

O habitat realizado, medido como a área total de cobertura de cracas vivas, decresceu gradativamente de jusante a montante, embora o único contraste significativo tenha sido o menor habitat no setor oligohalino comparado aos demais. A ocorrência da espécie *Microeuraphia rhizophorae* é aparentemente responsável pela suplementação do habitat realizado nos setores intermediários. Nesses setores, foi observada partilha substancial de habitat entre *M. rhizophorae* e *C. proteus*. Em baixas densidades não foi verificada qualquer segregação vertical, mas, a partir de 40-50% de ocupação de espaço, ocorre segregação gradual entre as duas espécies, sendo observado o deslocamento de *M. rhizophorae* para uma altura mais elevada. Esse padrão sugere por um lado ausência de competição quando na abundância de espaço livre, além de ausência de efeitos diferenciais gerados por fatores ambientais (em especial estresse térmico), compatível com um modelo de loteria (Sale, 1978; Shinen e Navarrete, 2010), mas por outro lado a incidência de interações competitivas entre as espécies quando esse recurso se torna limitante. Uma vez que as taxas de assentamento, o recrutamento inicial (Barbosa et al., 2016; Bertness et al., 1992, Jenkins 2005) e o desempenho dos adultos, em termos de crescimento e reprodução (Berger et al., 2006; Bertness et al., 1991; Burrows et al., 1992), são superiores nas posições inferiores da zona de cracas, os resultados obtidos apontam para uma relação de competição por interferência na qual *M. rhizophorae* é a espécie prejudicada. A intensificação dessa interação pode ocorrer através de diferentes mecanismos, como por exemplo, o assentamento e recrutamento inicial de agregados, modulados por pistas químicas de coespecíficos, competição por locais de assentamento, sobrecrecimento, mortalidade diferencial e reocupação de espaço (Bertness et al., 1992; Connell, 1961; Luckens, 1975). Contudo, a ocorrência de *M. rhizophorae* nos setores intermediários do estuário pode elevar a porcentagem de cobertura e a extensão da zona de cracas a patamares semelhantes aos observados em costões expostos ao mar aberto.

6. Conclusão

Em cenários de aumento do estresse térmico, a tendência é que o habitat realizado diminua pelo rebaixamento do nível superior dessa zona através da incidência de ondas de calor. Essa fonte de estresse poderia, por exemplo, eliminar *M. rhizophorae* do sistema, pelo fato dessa espécie tender a ocupar níveis superiores quando em densidades elevadas. De fato, várias espécies de peixes e invertebrados costeiros da região subtropical brasileira já estão expostos com frequência a temperaturas acima de níveis críticos, em situação muito pior que seus correlatos ecológicos em regiões temperadas (Vinagre et al., 2018, 2015). No caso das cracas, o estresse térmico deverá exercer maior efeito nos estágios sésseis iniciais, quando os indivíduos são mais sensíveis a altas temperaturas e à dessecação (Freuchet et al., 2015; Gosselin e Qian, 1997; Hunt e Scheibling, 1997; McCormick et al., 2016; Nasrolahi et al., 2016). Mesmo na ausência de evidências experimentais sobre os níveis ótimos de salinidade das espécies registradas neste estudo, é plausível que a colonização do setor oligohalino ocorra graças à seleção local de fenótipos com tolerância ao estresse osmótico acima da média, levando em consideração que o centro de distribuição de *Chthamalus proteus* se encontra em posição mais intermediária no estuário. O aumento na incidência de ondas de calor intenso pode diminuir a tolerância dessas cracas a salinidades muito baixas, o que poderia eventualmente levar a uma redução drástica desse habitat em complexos estuarinos na região.

Referências

- Amaral, A.C.Z., Nallin, S.A.H., 2011. Biodiversidade e ecossistemas bentônicos marinhos do Litoral Norte de São Paulo, Sudeste do Brasil. UNICAMP/IB, Campinas, 573.
- Angulo, R.J.; Borzone, C.A.; Noernberg, M.A.; Quadros, C.J.L.de; Souza, M.C.de; Rosa, L.C. da, 2016. The state of Paraná beaches, 419-464. doi:10.1007/978-3-319-30394-9_1.
- Angulo, R.J., Souza, M.C. de, 2014. Revisão conceitual de indicadores costeiros de paleoníveis marinhos quaternários no Brasil. Quat. Environ. Geosci. 5, 1–32. doi:10.5380/abequa.v5i2.36533
- Arribas, L.P., Donnarumma, L., Palomo, M.G., Scrosati, R.A., 2014. Intertidal mussels as ecosystem engineers: their associated invertebrate biodiversity under contrasting wave exposures. Mar. Biodivers. 44, 203–211. doi:10.1007/s12526-014-0201-z
- Barbosa, A.C.C., Gomes, C.C., Pereira, G.C., Bueno, M., Flores, A.A. V, 2016. Local biological drivers, not remote forcing, predict settlement rate to a subtropical barnacle population. Mar. Ecol. Prog. Ser. 543, 201–208. doi:10.3354/meps11589
- Benedetti-Cecchi, L., Maggi, E., Bertocci, I., Vaselli, S., Micheli, F., Osio, G.C., Cinelli, F., 2003. Variation in rocky shore assemblages in the northwestern Mediterranean: Contrasts between islands and the mainland. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 293, 193–215. doi:10.1016/S0022-0981(03)00220-X
- Benincà, E., Ballantine, B., Ellner, S.P., Huisman, J., 2015. Species fluctuations sustained by a cyclic succession at the edge of chaos. Proc. Natl. Acad. Sci. 112, 6389–6394. doi:10.1073/pnas.1421968112
- Berger, M.S., Darrah, A.J., Emlet, R.B., 2006. Spatial and temporal variability of early post-settlement survivorship and growth in the barnacle *Balanus glandula* along an estuarine gradient. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 336, 74–87. doi:10.1016/j.jembe.2006.04.009
- Bertness, M.D., Gaines, S., Bermudez, D., 1991. Extreme spatial variation in the growth and reproductive output of the acorn barnacle *Semibalanus balanoides*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 75, 91–100. doi:10.3354/meps075091
- Bertness, M.D., Gaines, S.D., Stephens, E.G., Yund, P.O., 1992. Components of recruitment in populations of the acorn barnacle *Semibalanus balanoides* (Linnaeus). J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 156, 199–215. doi:10.1016/0022-0981(92)90246-7
- Bertness, M.D., Leonard, G.H., Levine, J.M., Bruno, J.F., 1999. Climate-driven interactions among rocky intertidal organisms caught between a rock and a hot place. Oecologia 120: 446-450
- Bueno, M., Moser, G.A.O., Tocci, B.R.C., Flores, A.A. V, 2010. Retention-favorable timing of propagule release in barnacles and periwinkles. Mar. Ecol. Prog. Ser. 414, 155–165. doi:10.3354/meps08715
- Bumbeer, J., Rocha, R.M. da, 2016. Invading the natural marine substrates: a case study with invertebrates in South Brazil. Zoologia, Curitiba. 33 (3). doi:10.1590/S1984-4689zool-20150211
- Bulleri, F., Chapman, M.G., 2004. Intertidal assemblages on artificial and natural habitats in marinas on the north-west coast of Italy. Mar. Biol. 145, 381–391. doi:10.1007/s00227-004-1316-8
- Burrows, M.T., Hawkins, S.J., Southward, A.J., 1992. A comparison of reproduction in co-occurring chthamalid barnacles, *Chthamalus stellatus* (Poli) and *Chthamalus montagui* Southward. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 160, 229–249. doi:10.1016/0022-0981(92)90240-B
- Castella, R.M.B.; Castella, P.R.; Figueiredo, D.C. dos S.; Queiroz, S.M.P. de, 2006. Paraná - Mar e Costa Subsídios ao Ordenamento das Áreas Estuarina e Costeira do Paraná, Programa Nacional de Meio Ambiente - PNMA II. Curitiba. doi:10.1017/CBO9781107415324.004

- Chan, B.K.K., Morritt, D., Williams, G.A., 2001. The effect of salinity and recruitment on the distribution of *Tetraclita squamosa* and *Tetraclita japonica* (Cirripedia; Balanomorpha) in Hong Kong. *Mar. Biol.* 138: 999-1009
- Chan, B.K.K., Williams, G.A., 2003. The impact of physical stress and molluscan grazing on the settlement and recruitment of *Tetraclita* species (Cirripedia: Balanomorpha) on a tropical shore. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 284, 1–23. doi:10.1016/S0022-0981(02)00475-6
- Chen, Y.W., Shaw, P.T., Wolcott, T.G., 1997. Enhancing estuarine retention of planktonic larvae by tidal currents. *Estuar. Coast Shelf Sci.* 45, 525-533
- Christoforetti, R.A.; Almeida, T.V.V.; Ciotti, A.M., 2011. Environmental and grazing influence on spatial variability of intertidal biofilm on subtropical rocky shores. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 424, 15-23
- Connell, J.H., 1972. Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 3, 169–192. doi:10.1146/annurev.es.03.110172.001125
- Connell, J.H., 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* 42, 710–723.
- Ells, V., Filip, N., Bishop, C.D., DeMont, M.E., Smith-Palmer, T., Wyeth, R.C., 2016. A true test of colour effects on marine invertebrate larval settlement. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 483, 156–161. doi:10.1016/j.jembe.2016.07.011
- Eston, V.R.; Galves, A.; Jacobi, C.M.; Langevin, R.; Tanaka, N.I., 1986. *Chthamalus bisinuatus* (Cirripedia) and *Brachidontes solisianus* (Bivalvia) spatial interactions - a stochastic model. *Ecol. Model.* 34: 99-113
- Farrapeira, C., 2008. Cirripedia Balanomorpha del estuario del Río Paripe (Isla de Itamaracá, Pernambuco, Brasil). *Biota Neotrop.* 8, 31–39. doi:10.1590/S1676-06032008000300002
- Foster, B.A., 1971. Dessiccation as a factor in intertidal zonation of barnacles. *Mar. Biol.* 8: 12-29.
- Freuchet, F., Tremblay, R., Flores, A.A. V, 2015. Interacting environmental stressors modulate reproductive output and larval performance in a tropical intertidal barnacle. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 532, 161–175. doi:10.3354/meps11377
- Gosselin, L.A., Qian, P.Y., 1997. Juvenile mortality in benthic marine invertebrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1(3), 265-282. doi:10.3354/meps146265
- Holmstrom, C., Rittschof, D., Kjelleberg, S., 1992. Inhibition of settlement by larvae of *Balanus amphitrite* and *Ciona intestinalis* by a surface-colonizing marine bacterium. *Appl. Environ. Microbiol.* 58, 2111–2115.
- Hughes, R.N., Burrows, M.T., Rogers, S.E.B., 1992. Ontogenetic changes in foraging behaviour of the dogwhelk *Nucella lapillus* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 155: 199-212
- Hunt, H.L., Scheibling, R.E., 1997. Recruitment of benthic marine invertebrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 155, 269–301. doi:10.3354/meps155269
- Jenkins, S.R., 2005. Larval habitat selection, not larval supply, determines settlement patterns and adult distribution in two chthamalid barnacles. *J. Anim. Ecol.* 74, 893–904. doi:10.1111/j.1365-2656.2005.00985.x
- Junqueira, A. O. R.; Falcão, A. P. C.; Mayer-Pinto, M.; Viana, M. S.; Silva, S.H.G., 2000. Spatial and temporal variations on intertidal barnacle abundance in a tropical bay. *Nauplius* 8 (2), 195–204.
- Kasten, P.; Flores, A.A.V., 2013. Disruption of endogenous tidal rhythms of larval release linked to food supply and heat stress in an intertidal barnacle. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 472, 185-198.
- Klôh, A. dos S., Farrapeira, C.M.R., Rigo, A.P.R., Rocha, R.M., 2013. Intertidal native and introduced barnacles in Brazil: Distribution and abundance. *Mar. Biodivers. Rec.* 6, E102. doi:10.1017/S1755267213000766
- Lana, P. C.; Marone, E.; Lopes, R. M. & Machado, E. C. 2000. The subtropical estuarine

- complex of Paranaguá Bay, Brazil. In: Seeliger, U., Lacerda, L.D. & Kjerfve, B. (eds.). *Coast. Mar. Ecos. of Latin Amer.* Berlin, Springer-Verlag, 131-145.
- Lathlean, J.A., Minchinton, T.E., 2012. Manipulating thermal stress on rocky shores to predict patterns of recruitment of marine invertebrates under a changing climate. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 467, 121–136. doi:10.3354/meps09996.
- Lewis, J. R., 1964. *Ecology of rocky shores.* London: English Universities Press, 323.
- Lopez, M.S.; Lavrado, H.P.; Coutinho, R., 2014. Structure of intertidal sessile communities before and after the invasion of *Isognomon bicolor* (CB Adams, 1845) (Bivalvia, Isognomonidae) in southeastern Brazil. *Aquat. Inv.* 9, 457-465
- Luckens, P., 1975. Predation and intertidal zonation of barnacles at Leigh, New Zealand. *New Zeal. J. Mar. Freshw.* 9(3), 355–378. doi:10.1080/00288330.1975.9515574
- Mccormick, T.B., Navas, G., Buckley, L.M., Biggs, C., 2016. Effect of temperature, diet, light, and cultivation density on growth and survival of larval and juvenile white abalone *Haliotis sorenseni* (Bartsch, 1940). *J. Shellfish Res.* 35, 981–992. doi:10.2983/035.035.0421
- McGrorty, S., Grosscustard, J.D., 1991. Population dynamics of the mussel *Mytilus edulis* - spatial variations in age-class densities of an intertidal estuarine population along environmental gradients. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 73: 191-202
- Miloslavich, P., Cruz-Motta, J., Hernández, A., Herrera, C., Klein, E., Barros, F., Bigatti, G., Cárdenas, M., Carranza, A., Flores, A., Gil, P., Gobin, J., Gutiérrez, J., Krull, M., Lazarus, J., Londoño, E., Lotufo, T., Macaya, E., Mora, E., Navarrete, S., Palomo, G., Parragué, M., Pellizzari, F., Rocha, R., Romero, L., Retamales, R., Sepúlveda, R., Silva, M., Soria, S., 2016. Benthic assemblages in South American intertidal rocky shores: biodiversity, services, and threats. *Mar. Benthos Biol. Ecosyst. Funct. Environ. impact.* 2–55. doi:10.1146/annurev.anthro.31.040402.085347
- Nasrolahi, Ali; Havenhand, J., Wrangle, Anna-Lisa; Pansch, C., 2016. Population and life-stage specific sensitivities to temperature and salinity stress in barnacles. *OPEN. Sci. Rep.* 6, 32263. doi:10.1038/srep32263
- Navarrete, S.A., Castilla, J.C., 1990. Barnacle walls as mediators of intertidal mussel recruitment: effects of patch size on the utilization of space. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 68, 113–119. doi:10.3354/meps068113
- Oliveira, L.P.H. de, 1940. Sobre uma nova especie de crustáceo *Chthamalus rhizophorae*. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 35(2), 379-381.
- Olivier, F., Tremblay, R., Bourget, E., Rittschof, D., 2000. Barnacle settlement: Field experiments on the influence of larval supply, tidal level, biofilm quality and age on *Balanus amphitrite* cyprids. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 199, 185–204. doi:10.3354/meps199185
- Pardal-Filho, A.L.; Dias, G.M.; Jenkins, S.R.; Ciotti, A.M.; Christofolletti, R.A., 2017. Shading impacts by coastal infrastructure on biological communities from subtropical rocky shores. *J. Appl. Ecol.* 54, 826-835
- Qiu, J.W., Qian, P.Y., 1999. Tolerance of the barnacle *Balanus amphitrite amphitrite* to salinity and temperature stress: effects of previous experience. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 188, 123-132.
- R Core Team (2016). *R: A language and environment for statistical computing.* R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Rafaelli, D., Hawkins, S.J., 1999. *Intertidal ecology.* Chapman & Hall, London, 365.
- Rocha, R.M., Kremer, L.P., 2005. Introduced ascidians in Paranagua Bay, Parana, southern Brazil. *Rev. Bras. Zool.* 22, 1170–1184. doi:10.1590/S0101-81752005000400052
- Ruppert, Edward E.; Fox, Richard S.; Barnes, R.D., 2004. Invertebrates; invertebrate zoology: A functional evolutionary approach. *Syst. Biol.* 53, 662–664.

doi:10.1080/10635150490472977

- Sale, P.F., 1978. Coexistence of coral reef fishes - a lottery for living space. *Environ. Biol. Fishes* 3, 85–102
- Salta, M., Wharton, J.A., Blache, Y., Stokes, K.R., Briand, J.F., 2013. Marine biofilms on artificial surfaces: Structure and dynamics. *Environ. Microbiol.* 15, 2879–2893. doi:10.1111/1462-2920.12186
- Shinen, J.L., Navarrete, S.A., 2010. Coexistence and intertidal zonation of chthamalid barnacles along central Chile: Interference competition or a lottery for space? *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 392, 176–187. doi:10.1016/j.jembe.2010.04.033
- Silva, I.C., Dinia, A.M., Francisco, S.M., Flores, A.A.V., Paula, J., 2006. Longitudinal distribution and lateral pattern of megalopal settlement and juvenile recruitment of *Carcinus maenas* (L.) (Brachyura, Portunidae). *Estuar. Coast Shelf Sci.* 69: 179-188.
- Stephenson, T.A., Stephenson, A., 1972. Life between tide-marks on rocky shores. W.H. Freeman, USA, 425 pp
- Strathmann, R.R. 1982. Selection for retention aor export of larvae in estuaries. In: Kennedy V.S. (Ed.) *Estuarine Comparisons*. 521-536. Academic Press, NY
- Tanaka, M.O.; Magalhães, C.A., 2002. Edge effects and succession dynamics in *Brachidontes* mussel beds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 237, 151-158. <http://www.jstor.org/stable/24866312>
- Trygonis, V., Sini, M., 2012. PhotoQuad: A dedicated seabed image processing software, and a comparative error analysis of four photoquadrat methods. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 424–425, 99–108. doi:10.1016/j.jembe.2012.04.018
- Underwood, A. J., 1997. *Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge University Press, 504.
- Underwood, A. J.; Chapman, M.G., 1997. GMAV 5 for Windows.
- Vinagre, C., Leal, I., Mendonça, V., Madeira, D., Narciso, L., Diniz, M.S., Flores, A.A.V., 2015. Vulnerability to climate warming and acclimation capacity of tropical and temperate coastal organisms. *Ecol. Indic.*, 62, 317-327. doi:10.1016/j.ecolind.2015.11.010
- Vinagre, C., Mendonça, V., Cereja, R., Abreu-afonso, F., Dias, M., Mizrahi, D., Flores, A.A.V., 2018. Ecological traps in shallow coastal waters - Potential effect of heat-waves in tropical and temperate organisms. *PLoS One*, 13(2). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0192700>
- Young, P.S., 1993. The Verrucomorpha and Chthamaloidea from the Brazilian coast (Crustacea: Cirripedia). *Rev. Bras. Biol.* 53, 255–267.

Anexo 1. Cracas ctamalídeas: A) *Chthamalus bisinuatus*, B) *Chthamalus proteus* e C) *Microeuraphia rhizophorae*.



Anexo 2 Coordenadas geográficas dos locais de coleta ao longo do gradiente estuarino das Baías de Paranaguá e de Antonina.

Zona	Latitude (S)	Longitude (O)	Setor	Exposição	Substrato	Sigla
22j	769614	7170258	Euhalino	Abrigado	Natural	SL
22j	769402	7169019	Euhalino	Abrigado	Natural	EM
22j	769621	7168828	Euhalino	Exposto	Natural	FG
22j	770051	7168741	Euhalino	Exposto	Natural	GR
22j	754277	7176503	Polihalino	Abrigado	Natural	IC
22j	752388	7177293	Polihalino	Abrigado	Natural	CP
22j	754357	7176337	Polihalino	Exposto	Natural	CL
22j	753270	7179514	Polihalino	Exposto	Artificial	PI
22j	743120	7179243	Mesohalino	Abrigado	Artificial	GE
22j	743840	7181649	Mesohalino	Abrigado	Natural	EU
22j	744191	7181507	Mesohalino	Exposto	Natural	EF
22j	770045	7168735	Mesohalino	Exposto	Natural	TE
22j	735003	7183382	Oligohalino	Abrigado	Natural	IM
22j	733017	7182969	Oligohalino	Abrigado	Natural	PP
22j	729697	7187785	Oligohalino	Exposto	Natural	OE
22j	729697	7187788	Oligohalino	Exposto	Artificial	TA

Anexo 3. Dados brutos de altura, cobertura e habitat realizado para as cracas ctamalídeas nas Baías de Paranaguá e de Antonina.

Setor	Exposição	Local	Altura total (cm)	Cobertura (%)	Habitat realizado
Euhalino	Abrigado	EN	100	39,10	195,50
Euhalino	Abrigado	EN	15	6,67	5,00
Euhalino	Abrigado	EN	87	11,11	48,33
Euhalino	Abrigado	EN	84	19,88	83,51
Euhalino	Abrigado	EN	15	14,67	11,00
Euhalino	Abrigado	SL	27	40,33	54,45
Euhalino	Abrigado	SL	30	32,67	49,00
Euhalino	Abrigado	SL	114	40,70	231,97
Euhalino	Abrigado	SL	39	16,25	31,69
Euhalino	Abrigado	SL	40	5,50	11,00
Euhalino	Exposto	FG	82	4,24	17,36
Euhalino	Exposto	FG	107	7,91	42,31
Euhalino	Exposto	FG	66	18,57	61,29
Euhalino	Exposto	FG	102	26,19	133,57
Euhalino	Exposto	FG	70	31,14	109,00
Euhalino	Exposto	GR	123	8,40	51,66
Euhalino	Exposto	GR	50	41,20	1250,00
Euhalino	Exposto	GR	60	25,17	75,50
Euhalino	Exposto	GR	40	16,50	33,00
Euhalino	Exposto	GR	79	14,38	56,78
Polihalino	Abrigado	IC	20	12,00	12,00
Polihalino	Abrigado	IC	50	11,40	28,50
Polihalino	Abrigado	IC	46	13,00	29,90
Polihalino	Abrigado	IC	50	24,20	60,50
Polihalino	Abrigado	IC	19	13,00	12,35
Polihalino	Abrigado	CP	35	9,71	17,00
Polihalino	Abrigado	CP	60	18,83	56,50
Polihalino	Abrigado	CP	25	21,60	27,00
Polihalino	Abrigado	CP	50	11,80	11,80
Polihalino	Abrigado	CP	20	2,00	2,00
Polihalino	Exposto	CL	17	17,50	425,00
Polihalino	Exposto	CL	13	4,67	3,03
Polihalino	Exposto	CL	14	19,33	13,53
Polihalino	Exposto	CL	17	16,00	13,60
Polihalino	Exposto	CL	10	14,00	7,00
Polihalino	Exposto	PI	23	48,00	55,20
Polihalino	Exposto	PI	41	48,22	98,86
Polihalino	Exposto	PI	30	35,00	52,50
Polihalino	Exposto	PI	39	60,25	117,49

Polihalino	Exposto	PI	37	56,00	103,60
Mesohalino	Abrigado	EU	45	2,44	5,50
Mesohalino	Abrigado	EU	35	27,43	48,00
Mesohalino	Abrigado	EU	9	1,00	0,45
Mesohalino	Abrigado	EU	30	8,33	12,50
Mesohalino	Abrigado	EU	27	38,67	52,20
Mesohalino	Abrigado	GE	29	10,33	14,98
Mesohalino	Abrigado	GE	19	17,50	16,63
Mesohalino	Abrigado	GE	46	12,60	28,98
Mesohalino	Abrigado	GE	27	22,67	30,60
Mesohalino	Abrigado	GE	51	4,00	10,20
Mesohalino	Exposto	EF	38	30,75	58,43
Mesohalino	Exposto	EF	44	27,11	59,64
Mesohalino	Exposto	EF	45	26,44	59,50
Mesohalino	Exposto	EF	33	33,43	55,16
Mesohalino	Exposto	EF	34	35,14	59,74
Mesohalino	Exposto	TE	22	18,80	20,68
Mesohalino	Exposto	TE	37	7,00	12,95
Mesohalino	Exposto	TE	26	17,67	22,97
Mesohalino	Exposto	TE	26	20,00	26,00
Mesohalino	Exposto	TE	25	12,00	15,00
Oligohalino	Abrigado	IM	29	17,00	24,65
Oligohalino	Abrigado	IM	33	3,43	5,66
Oligohalino	Abrigado	IM	20	31,00	31,00
Oligohalino	Abrigado	IM	5	16,00	4,00
Oligohalino	Abrigado	IM	23	4,00	4,60
Oligohalino	Abrigada	PP	30	1,00	1,50
Oligohalino	Abrigada	PP	12	0,67	0,40
Oligohalino	Abrigada	PP	25	4,00	5,00
Oligohalino	Abrigada	PP	21	6,40	6,72
Oligohalino	Abrigada	PP	30	5,00	7,50
Oligohalino	Exposto	TA	10	2,00	1,00
Oligohalino	Exposto	TA	10	6,00	3,00
Oligohalino	Exposto	TA	10	8,00	4,00
Oligohalino	Exposto	TA	14	5,33	3,73
Oligohalino	Exposto	TA	8	1,00	0,40
Oligohalino	Exposto	OE	15	6,67	5,00
Oligohalino	Exposto	OE	20	4,50	4,50
Oligohalino	Exposto	OE	23	6,00	6,90
Oligohalino	Exposto	OE	36	3,14	5,66
Oligohalino	Exposto	OE	7	2,00	0,70
